Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten zu Hamburg.
(Direktor: Medizinalrat Prof. Dr. Nocht.)

Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

der

hohen medizinischen Fakultät

der

Universität Leipzig

vorgelegt

von

Dr. phil. Gustav Keysselitz.

LEIPZIG.
1910.

Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten zu Hamburg.
(Direktor: Medizinalrat Prof. Dr. Nocht.)

Über die undulierende Membran bei Trypanosomen und Spirochäten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

in der

Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

der

hohen medizinischen Fakultät

der

Universität Leipzig

vorgelegt

von

Dr. phil. Gustav Keysselitz.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

LEIPZIG.
1910.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät zu Leipzig.
11. Februar 1910.

Referent: Herr Geh. Med. Prof. Dr. Hofmann.

Abdruck
aus
Archiv für Protistenkunde. Bd. X. Heft 1. 1907.
Herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. v. Prowazek.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

I.

Die undulierende Membran der Trypanosomen ist nach den Beobachtungen früherer Autoren (Gruby, Mitrophanow, Gaule, Ray Lankester) „eine hautartige, homogene, zarte Ausbreitung des Körperplasmas". „Während der Bewegung sieht man an dieser Membran eine größere oder geringere Anzahl wellenförmiger Ausbuchtungen hinziehen." „Diese Ausbuchtungen geben der Membran bei flüchtiger Betrachtung ein ausgezacktes Aussehen." „Während sie bei schwächerer Entwicklung von der Geißel stark getrennt erscheint, fließt sie bei ansehnlicher Ausbildung mit derselben gewissermaßen zusammen, so daß die Geißel dann gleichsam eine Art Anhang der Membran vorstellt." „Dieser direkte Übergang der Membran in eine Geißel dürfte beweisen, daß zwischen beiderlei Gebilden eine innige Verwandtschaft existiert" (cf. Bütschli „Protozoa").

Die Bezeichnung undulierende Membran gründet sich auf das physiologische Merkmal einer Plasmadifferenzierung des Körpers.

Eine neue Auffassung der undulierenden Membran wurde angebahnt durch den von Rabinowitsch u. Kempner (23) sowie Senn (30) erbrachten Nachweis, daß die Geißel der Trypanosomen nicht eine Fortsetzung des Körpers oder der undulierenden Membran ist, sondern einen einheitlichen cylindrischen Faden darstellt, dessen einer Teil dem Flagellatenkörper anliegt, während der andere Teil als freie Geißel über den Körper hervorragt. Sie nimmt ihren Ursprung von einem Chromatinkorn, das Senn Blepharoplast nennt.

Senn stellte fernerhin fest, daß das *Trypanosoma* eine dichte Hüllschicht, den Periplasten, besitzt.

Die undulierende Membran sieht er als eine feine Periplastlamelle an, die sich auf dem Körper des *Trypanosoma* erhebt. An

ihrer Ursprungsstelle liegt die Geißelwurzel, die mit ihr in inniger Beziehung steht. Da der Blepharoplast dem Periplast dicht anliegt und gleiche färberische Eigenschaften wie die Hüllschicht zeigt faßt er ihn als Organ des Periplasten auf. Die Geißel geht durch Sprossung aus ihm hervor; sie gehört demnach auch zum Periplasten. Die Entstehung der undulierenden Membran denkt sich Senn folgendermaßen: „Die Anlage der undulierenden Membran ist wahrscheinlich von Anfang an vorhanden, wohl schon dann, wenn man an den birnförmigen Zellen nur eine Geißel unterscheiden kann. Man könnte sich aber die Sache auch so vorstellen, daß die Geißel da, wo sie sich längs des Flagellatenkörpers hinzieht, an der inneren Fläche des Periplasten bis zur Geißelwurzel verläuft und daß sich dann infolge der lebhaften Bewegung der Geißel eine ectoplasmatische Falte vom Zellkörper erhebt, welche nun die Membran bildet, die die Geißel mit dem Flagellatenkörper verbindet und erstere zugleich vollständig einhüllt."

Senn unterscheidet demnach die undulierende Membran und die Trypanosomengeißel, hält es aber für wohl möglich, daß die „undulierende Membran" ein Produkt der Tätigkeit der Geißel ist.

Doflein (2) faßte die undulierende Membran auf Grund von Senn's Befunden folgendermaßen auf: „Indem eine Geißel, welche als Schleppgeißel nach hinten ragte, mit dem Leibe des Flagellaten verschmolz, ohne ihre Beweglichkeit zu verlieren, mußte sie den mit ihr verbundenen Teil des Zelleibes in Bewegung erhalten und veranlaßte ihn, allmählich hervorzutreten und sich zu einer dünnen Platte zu differenzieren."

In ein weiteres Stadium der Betrachtung trat die undulierende Membran durch die Untersuchungen Schaudinn's (27) und Prowazek's (19).[1])

Beide stellten fest, daß der Blepharoplast aus dem Kern herrührt und selbst Kernnatur besitzt. Die Geißel geht nicht direkt aus dem Blepharoplast hervor, sondern wird auf komplizierte Weise gebildet. Der Blepharoplast rückt in die Nähe des Periplasts, an die oberflächliche Hüllschicht des Flagellatenkörpers, und teilt sich heteropol. Der neu entstandene kleinere Kern bleibt durch einen feinen Faden mit ihm verbunden und teilt sich gleichfalls in heteropoler Weise. Die Teilprodukte rücken auseinander. Zwischen ihnen spannt sich,

[1]) Man vergleiche hierzu die kürzlich erschienene Arbeit von Muriel Robertson: Studies of a Trypanosoma found in the alimentary canal of Pontobdella muricata. Proc. of the royal physical soc. of Edinburgh 1906/07.

indem sich die Centralspindel verdickt, ein Faden, die Trypanosomageißel, aus.[1]) Sie zieht an der Innenfläche des Periplasts dahin. Bei ihrem Wachstum erreicht sie das Körperende und stülpt, indem sie an Länge zunimmt, den Periplast als eine feine Hülle vor sich her, es entsteht der freie Teil der Trypanosomageißel. Unter der Tätigkeit derselben zieht sich der Periplast seitlich aus und es wird eine Periplastlamelle gebildet, in deren Umschlagsfalte die Geißel oder der Randfaden liegt. Zwischen den beiden Blättern der Lamelle vermag man stets Entoplasma, wenn häufig auch nur in Spuren, nachzuweisen, sogar der Kern kann zwischen ihnen liegen (*Trypanoplasma*).

Aus diesen Untersuchungen und den neueren Beobachtungen an Trypanosomen geht Folgendes heror:

Der Blepharoplast stammt vom Kern ab und besitzt Kernnatur. Er ist kein Organ des Periplasts.

Die Geißel geht aus der Teilung eines vom Blepharoplasten abstammenden Kernes hervor und wächst nicht aus dem Blepharoplast heraus. Sie reicht dementsprechend nicht bis unmittelbar an denselben heran, sondern beginnt eine kleine Strecke von ihm entfernt. An ihren Enden trägt sie gemäß der Genese kleine, nicht in allen Fällen deutlich zu beobachtende Anschwellungen (Mac Neal (11) Plate XIV Fig. 1, Plate XVI Fig. 1 u. 3, Plate XVII Fig. 1; Novy, Mac Neal (15) Plate V Fig. 5, Plate VI Fig. 3, Plate VIII Fig. 2).

Der Körper der Trypanosomen reicht streng genommen bis zur Spitze der Geißel. (Dieselbe liegt innerhalb des Periplasts!) Der Ausdruck freie Trypanosomengeißel ist eine rein deskriptive Bezeichnung. Bei verschiedenen Trypanosomen, wie z. B. *Trypanosoma dimorphon*, zahlreichen Entwicklungsstadien aller Trypanosomen kann man ohne weiteres verfolgen, daß das Körperende und Geißelende zusammenfallen. In diesen Fällen wird man statt Trypanosomageißel zutreffender die Bezeichnung Randfaden wählen.

Der Randfaden liegt an der Innenfläche des Periplasts. Durch seine Tätigkeit kann er eine Periplastlamelle ausziehen. Er liegt dann in der Umschlagsfalte derselben.

Die Periplastlamelle ist nicht nur eine Differenzierung der Hüllschicht, sondern infolge der Anwesenheit von Entoplasma zwischen ihren beiden Blättern ein Teil des Flagellatenkörpers selbst.

---

[1]) Prowazek (20) und Gross (5) weisen ersterer bei *Helix*, letzterer bei *Pyrrhocoris* auf die Ähnlichkeit der Entstehung der Trypanosomageißel mit der Genese des Achsenfadens der Spermatozoen hin. Der Achsenfaden geht aus einem Teilprodukt des Centriols hervor, das sich seinerseits teilt und beim Auseinanderrücken den Achsenfaden ausspannt (Centrodesmose).

Die mehr oder weniger starke Entfaltung der Periplastlamelle ist das Produkt der Tätigkeit des Randfadens. Sie kann fehlen. Das *Trypanosoma* ist dann im Querschnitt oval bis rund. Der Randfaden führt nur unbedeutende Undulationen aus. Von diesem Zustande bis zur stark entwickelten Lamelle, in deren Umschlagsfalte der Randfaden liegt, existieren alle Übergänge.

Gemäß diesen Tatsachen ist die undulierende Membran der Randfaden[1]) selbst. „Nur eine mit dem Zelleib in ihrer gesamten Ausdehnung in Zusammenhang stehende Fibrille stellt die undulierende Membran dar“ (Prowazek). Während früher das Kriterium derselben sich auf das physiologische Merkmal eines bestimmt differenzierten Körperteils bzw. des Periplasts gründete, ist gegenwärtig das Kennzeichen derselben ein wesentlich morphologisches geworden. Es werden zur Feststellung der undulierenden Membran der Trypanosomen weniger die Merkmale der lebenden Zelle herangezogen, sondern vor allen Dingen wird nach der Anwesenheit des Randfadens gesucht.

Auf die Periplastlamelle läßt sich die Bezeichnung undulierende Membran nicht beschränken. Wir kennen keine Periplastlamelle, die ohne die Anwesenheit eines Randfadens in der Umschlagsfalte Undulationen ausführt.[2]) Will man andererseits undulierende Membran die Periplastlamelle + Randfaden nennen, so gibt es bei den Trypanosomen folgerichtig zwei Stadien: das eine mit undulierender Membran, das andere nur mit einem Randfaden. Letzteres führt aber Undulationen der Körperseite aus, an der der Randfaden liegt.

II.

Zur Führung des Nachweises einer undulierenden Membran bei Spirochäten[3]) ist lediglich die Feststellung eines Randfadens nötig.

---

[1]) Der Randfaden selbst besitzt wahrscheinlich keine eigene Beweglichkeit, sondern dient als vollkommen elastisches Gebilde dazu, die ungeordneten Bewegungen des Entoplasmas in bestimmtem Sinne zu ordnen (cf. Koltzoff (8), Hartmann (14)).

[2]) Undulationen finden sich bei verschiedenen Protozoen, Amöben, Flagellaten (*Trichomastix lacertae* Prowazek (18)). Sie sind jedoch nicht auf eine bestimmte Stelle des Körpers oder einen bestimmt differenzierten Teil des Leibes beschränkt, sondern treten unregelmäßig an den verschiedensten Punkten der Oberfläche auf.

[3]) Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß es nicht angängig ist, die Namen *Spirochaete* und *Spirillum* für einander zu gebrauchen.

Die Gattung *Spirillum* wurde 1832 von Ehrenberg (4) aufgestellt und folgendermaßen definiert: „Animal e familia Vibrionorum, divisione spontanea im-

„Wo der Zelleib wie bei den eigentlichen uns hier zunächst interessierenden Spirochäten selbst bandförmig ist, ist der Nachweis dieser Fibrille als einer stärker lichtbrechenden Grenzleiste genügend und allein maßgebend“ (Prowazek).[1]) Ob eine mehr oder weniger weit ausgezogene Lamelle vorhanden ist, bleibt von untergeordneter Bedeutung.

Die undulierende Membran der Spirochäten hat Schaudinn (26) bei *Spirochaeta buccalis*, *Spirochaeta refringens* den Spirochäten aus ulzerierten Carcinomen und anderen ulzerösen Prozessen der Haut, sowie bei der *Spirochaeta plicatilis* gesehen. Prowazek (6, 21, 22) ist der Frage bei seinen Untersuchungen an *Spirochaeta gallinarum*, *Spirochaeta balanitidis*, *Spirochaeta dentium*, *Spirochaeta buccalis*, *Spirochaeta schaudinni*, *Spirochaeta lutrae* nähergetreten. Perrin (17), Certes, Lustrac (2) beobachteten die undulierende Membran bei *Spirochaeta balbianii*, Keysselitz (22) bei *Spirochaeta anodontae*, Hartmann (14) bei *Spirochaeta buccalis*. Sämtliche Autoren stellten sie sowohl am lebenden Objekt, wie in gefärbten Präparaten fest und wiesen zugleich eine Hüllschicht der flexiblen Spirochäten, den Periplast nach, dessen Anwesenheit zuerst Bütschli bei *Spirochaeta plicatilis* beobachtete.[2])

---

perfecta (et obliqua?) in catenam tortuosam s. cochleam rigidam et in cylindriformam extensam abiens.“

Die Definition der gleichfalls von Ehrenberg (4) aufgestellten Gattung *Spirochaeta* lautet dagegen 1838: „Animal e familia Vibrionorum, divisione spontanea imperfecta in catenam tortuosam s. cochleam filiformam flexibilem elongatum (cf. auch W. Löwenthal (10) und Migula (13)).

Wenn man nicht eine vollkommene Anarchie auf dem Gebiete der Namengebung einführen will, dürfte eine Berücksichtigung der Ehrenberg'schen Definitionen angebracht sein.

[1]) Laveran und Mesnil geben betreffs der „undulierenden Membran“ bei *Spirochaeta balbianii* an: qu'on avait pris jusqu'alors pour une membrane ondulante, n'est pas homologue à l'organelle du même nom des Trypanosomides, mais qu'on a affaire ici à une gaine périplastique qui est, pour ainsi dire, trop grande pour l'entoplasme qu'elle couvre, de sorte qu'on voit çà et là des plis de cette gaine s'étendre hors du contour cellulaire“ (citiert nach Swellengrebel). Das Endoplasma füllt den Periplasten aus, wie man sich leicht überzeugen kann, die Spirochäte trägt keine zu weite und schlecht sitzende Kleidung.

[2]) Swellengrebel schreibt: Comme exemples de périplaste, il (Prowazek) cite la membrane ondulante des Spirochètes et des Flagellés. Il est pourtant clair que cette conception n'est pas juste. La membrane ondulante des Spirochètes ne constitue certainement pas un périplaste dans le sens de Prowazek, car elle est sans doute constituée de plasma vivant, ce qui ressort de la structure alvéolaire.

Prowazek gibt nirgends als Typus der Periplasten die undulierende Membran der Trypanosomen und Spirochäten an, sondern die Membran, die Hüllschicht der-

Im lebenden Objekt erscheint die undulierende Membran nach den übereinstimmenden Angaben von Prowazek, dann Perrin und Keysselitz als eine dichtere, stärker lichtbrechende Kontur des bandförmigen Leibes. „Der eine Rand des Bandes ist von einer stärkeren Linie, die sich durch eine erhöhte Lichtbrechung auszeichnet, umrissen. Sie entspricht der undulierenden Membran, die nichts anderes als ein von einer Geißel (Geißelsaum) umgrenzte Verbreiterung des an und für sich schon platt bandförmigen Zellkörpers ist“ (Prowazek).

Mitunter setzt sich der Körper in eine dünne Periplastfalte fort, deren Umschlagsrand dann von dem Randfaden eingenommen wird. Derselbe beginnt, wie Perrin und Keysselitz nachwiesen (*Spirochaeta balbianii*, *Spirochaeta anodontae*), an den Enden mit einer kleinen Verdickung (Basalkorn, Perrin Fig. 9) und besteht, wie Macerationspräparate zeigen, aus zahlreichen dicht aneinander liegenden Fibrillen. Die Bewegung der undulierenden Membran ist gekennzeichnet durch fortlaufende, von der Tätigkeit des Körpers unabhängige Undulationen. Es läßt sich das am besten beobachten bei Formen, deren Körperbewegungen sich verlangsamt haben. Bei vielen Entwicklungsstadien ist die Periplastfalte sehr schmal. Die Membranleiste liegt dem Körper dicht an. Bei stärkeren Krümmungen des Körpers hebt sie sich vom Leibe ab. Prowazek stellte den Randfaden bildlich dar bei *Spirochaeta gallinarum* in Fig. 4a, 4b, 5, bei *Sp. buccalis* in Fig. 8 (Photogramm), bei *Sp. balanitidis* in Fig. 12; Perrin bei *Sp. balbianii* in Fig. 2, 9, 23; Keysselitz bei *Sp. anodontae* in Fig. 13e; Vlès bei *Sp. anodontae* in Fig. 1.

Prowazek, dann Perrin und Keysselitz gelang es, den Randfaden durch Maceration vom Zellkörper abzuheben. Prowazek empfiehlt zu diesem Zwecke Aqua destillata direkt oder nach Erwärmung auf 40°, Saponin, Carbolsäure, taurocholsaures Natrium 1:10. Der Periplast wird durch diese Mittel zur Verquellung gebracht,

selben. Daß dieselbe eine Alveolarstruktur besitzt, haben Prowazek und Schaudinn verschiedentlich in Übereinstimmung mit Bütschli betont.

Prowazek setzt an der betreffenden Stelle, die Swellengrebel meint, den Unterschied von Periplast und Ectoplasma auseinander. Er weist darauf hin, daß beide Ausdrücke nicht als identisch füreinander gesetzt werden dürfen. Unter Periplast ist eine membranartige, mit Trypsin und Pepsin unverdaubare, der Pellicula der Ciliaten vergleichbare Hülle zu verstehen, die vielleicht teilweise aus Lipoiden besteht. Das Ectoplasma dagegen ist eine breite äußere Plasmadifferenzierung, die oft, nicht immer, unmerklich ins Endoplasma übergeht, rein plasmatischen Charakter aufweist und sich gegenüber den Farbstoffen nicht in so differenter Weise wie der Periplast verhält.

während die fädigen Strukturen erhalten bleiben und bei der Färbung deutlich hervortreten, besonders die Randpartien der Präparate geben gute Bilder.

Schaudinn und Hartmann wiesen lediglich einen seitlichen Periplastsaum nach (vgl. Jaffé Fig. 7 (7), Swellengrebel Fig. 64, 65, 72, 74, 82 (28)), der selbständige Undulationen ausführte. Einen Randfaden stellen sie weder dar, noch sprechen sie von einem solchen (vgl. Swellengrebel). Es ist anzunehmen, daß derselbe in der Umschlagsfalte der Periplastlamelle liegt. Wenn er nicht vorhanden wäre, so dürfte nicht von einer undulierenden Membran wie bei Trypanosomen gesprochen werden. Die Undulationen ausführende Periplastlamelle wäre eine Differenzierung sui generis.

Einen Überblick über die Befunde an *Spirochaeta anodontae* geben die Abbildungen. Dieselben sind Photogramme von Ausstrichpräparaten, die nach Konservierung mit Sublimatalkohol oder nach Antrocknung in der Weise der Blutausstriche mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt worden sind. Die undulierende Membran, der Randfaden nimmt die Farbe intensiv auf, während der Leib des Parasiten heller bleibt (Fig. 1—13). An den Enden des Fadens findet sich je ein Basalkorn (Fig. 6, 9, 11, 13). Er liegt entweder dem Körper dicht an (Fig. 3, 6, 9), in diesen Fällen vermag er ebenso wie bei den Trypanosomen nur unbedeutende Undulationen auszuführen. Bei Krümmung des Tieres hebt er sich vom Körper etwas ab und spannt eine Periplastfalte aus; oder er hat eine Periplastlamelle ausgezogen wie in Fig. 1, 2, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13. In diesem Falle beschreibt er ausgiebige Undulationen.

Die Richtigkeit der Beobachtungen der genannten Untersucher sind vielfach bezweifelt worden. Borrel (1) gelang es nicht, bei Hühnerspirochäten eine undulierende Membran nachzuweisen. Er fand dafür seitliche Geißeln. Das spirochätenhaltige Blut wurde zentrifugiert und die Spirochäten mehrmals mit physiologischer Kochsalzlösung gewaschen, eine Prozedur, die nur eine Stunde Zeit in Anspruch nahm. Das gleiche tat Zettnow (31) mit Hühnerspirochäten und den Spirochäten des afrikanischen Recurrens. Nach dieser schonenden Behandlung finden beide Autoren eine sog. peritriche Begeißelung.[1])

[1]) Zettnow schreibt: „Die Geißeln verquellen äußerst leicht, auch in verdünntem Formalin oder Osmium, und sind daher nach dem Absetzen aus solchen Flüssigkeiten nicht mehr nachweisbar.“ Die Geißeln verquellen nicht, sie sind überhaupt nicht da. Die Spirochäte wird in der Flüssigkeit sofort fixiert und

Um den Nachweis derselben zu führen, ist nicht erst eine einstündige Malträtierung notwendig. Man gelangt schneller zum Ziele, wenn man taurocholsaures Natrium in der Verdünnung von 1 : 10 den Spirochäten zusetzt (vgl. Prowazek: Taschenbuch).

Prowazek erkannte diese Geißeln (Cilien) als teilweise durch Maceration aufgefaserte Periplastfibrillen.

Perrin und Keysselitz haben bei *Spirochaeta balbianii* und *anodontae* angegeben, daß der Randfaden aus zahlreichen einzelnen Fibrillen besteht, und geben Abbildungen dieses Fasersystems des Randfadens, der ziemlich leicht in seine Bestandteile, die Fibrillen, zerfällt (Perrin Fig. 3, 4, 7, 10, 14; Keysselitz Fig. 13 a).

Vlès (29) hat bei *Spirochaeta balbianii* weitere Stadien der Auffaserung bis zur Entwicklung der sog. peritrichen Begeißelung zugefügt (Vlès Fig. 2—6).

Die Photogramme 14—18 zeigen einige Phasen der fortschreitenden Auflösung bis zur Entstehung des Cilienkleides (Fig. 18).

Sämtliche Autoren, die eine peritriche Begeißelung der Spirochäte als Normalzustand und nicht als Folge einer Maceration, als Folge des Zerfalls ansehen, sind vor allem auch die Mitteilung schuldig geblieben, wie die charakteristische Bewegung der Spirochäten (wie soll sich z. B. die *Spirochaeta anodontae* und *balbianii* im Kristallstiel, einer zähgelatinösen Masse, bei seitlicher Begeißelung bewegen?) mit einer Bewimperung in Einklang zu bringen ist.

Die Teilung der Spirochäte ist nach Schaudinn, Prowazek u. Hoffmann, Perrin, Keysselitz, Krsysztalowicz u. Siedlecki (9), Hartmann, Lustrac, Certes, Markham Carter (12), (vgl. Jaffé (7)) eine Längsteilung, sie verläuft in zwei Phasen. Die erste Phase beginnt mit der Längsspaltung des Körpers und endet mit dem

kann ihre Fibrillen nicht auffasern, weil die Bedingung zu deren Darstellung — die Maceration — fehlt.

Karl Richert (24) hat kürzlich Untersuchungen über die Geißeln des Bakterium angestellt. Er konnte mit Hilfe des Spiegelkondensors wohl die „peritriche Begeißelung“ der Typhusbazillen nachweisen, fand bei Spirochäten jedoch nur endständige Geißeln.

Vlès (29) teilt mit: „Les cils ne se montrent pas sur tous les individus des préparations. Un certain nombre montrent l'aspect classique du Trypanosoma balbianii“ (= *Spirochaeta balbianii*), sans cils et avec la membrane ondulante si discutée; dans certains cas, celle-ci paraît fort nette, et difficilement assimilable à une gaine décollée. Cette membrane ondulante présente un bord épaissi, prenant beaucoup plus vivement le colorant, et les stries obliques unissant le corps du „Trypanosome“ au bord épaissi.

Auseinanderklappen der Teilprodukte, die an einem Ende durch eine Periplastbrücke miteinander in Verbindung bleiben. Die zweite Phase beginnt mit diesem Zustande und endet mit der Durchtrennung der Verbindung. Sie ist dadurch charakterisiert, daß die auseinandergeklappten Individuen durch ihre Tätigkeit einen in den einzelnen Fällen recht verschieden langen Periplastfaden ausziehen.

Die Angaben über die erste Phase der Teilung lauten übereinstimmend (Schaudinn, Prowazek, Krsysztalowicz und Siedlecki, Perrin, Keysselitz, Hartmann, Markham Carter). Die Spirochäte vergrößert sich und nimmt an Breite zu, ihre Bewegung wird langsamer und schwerfälliger. Der Körper spaltet sich in zwei Stücke, die annähernd gleiche Stärke besitzen und durch eine Ectoplasmaschicht in ganzer Ausdehnung vereinigt sind. Die Spaltung erfolgt von dem einen Ende aus und schreitet allmählich weiter fort. Immer längere Strecken der Teilindividuen werden frei und führen selbständige Bewegungen aus. Nachdem die Trennung bis zum Ende vorgedrungen ist, klappen die Formen auseinander. Das Verhalten der undulierenden Membran ist in seinen Einzelheiten bei der Teilung noch nicht völlig klargelegt worden. Perrin und Keysselitz stellten fest, daß bei der Teilung eine Verdoppelung der an den Enden des Randfadens liegenden Basalkörner bei der Teilung eintritt (Perrin Fig. 13, Keysselitz Fig. 13 f). Perrin beobachtete eine Verdoppelung der undulierenden Membran.

Die beigefügten Photogramme zeigen Bilder aus der ersten Teilungsphase (Fig. 19—25). Die verdickte Spirochäte hat sich in zwei durch den Periplasten eng zusammengehaltene Individuen gespalten, die Teilprodukte haben sich teilweise spiralig umeinander gedreht (Fig. 19, 21, 22, 23, 24). In Fig. 19, dem Beginn der Längsteilung, sind an den Enden die Basalkörner deutlich zu sehen. In den übrigen Stadien liegt nur an dem einen Ende ein Basalkorn. An dem anderen Ende hat die Lösung der Längsspaltung begonnen. In Fig. 20 ist das Basalkorn verdoppelt. An dem einen Teilindividuum läßt sich die undulierende Membran deutlich nachweisen (vgl. auch Keysselitz Fig. 13 c). Auf das in Fig. 25 wiedergegebene Stadium folgt das Auseinanderklappen des Individuums. Man findet zwei durch einen Periplastfaden zusammenhängende Individuen (vgl. die Photogramme Zettnow's, Novy's usw.).

Diese Tatsachen: die vollkommene Flexibilität des Körpers, die Anwesenheit einer undulierenden Membran, die Vermehrung durch Längsteilung haben Schaudinn und Prowazek bestimmt, die Spiro-

chäten zu den Protozoen [1]) zu rechnen und sie den Flagellaten anzureihen.

Andere Untersucher sind dieser Meinung nicht beigetreten, sondern halten die Spirochäten für echte Bacterien. Um den Nachweis der Zugehörigkeit zu den Bacteriaceen zu erbringen, sind folgende Feststellungen nötig: 1. Es ist nachzuweisen, daß die Spirochäten keinen ausgiebig flexibeln Körper haben, sondern wie die Bacterien mehr oder weniger starre, der Körperbewegung nicht fähige Zellen sind. 2. Es ist nachzuweisen, daß die Spirochäten keine undulierende Membran haben. 3. Es ist nachzuweisen, daß sie sich nicht durch Längsteilung vermehren.

Literaturverzeichnis.

1) Borrel, A.: Cils et division transversale chez la Spirille de la poule. C. R. A. d. l. Soc. d. Biol. Bd. 60 1906.

2) Doflein: Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. 1901.

3) Ehrenberg: Über die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionstiere. Abh. d. Akad. d. Wiss. 1832.

4) —: Dritter Beitrag zur Kenntnis großer Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. Abh. d. Akad. d. Wiss. 1835.

5) Gross: Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool. Jahrb. 1906.

6) Hoffmann, E. u. S. v. Prowazek: Untersuchungen über die Balanitis und Mundspirochäten. Centralbl. f. Bakt. (Orig.) Bd. 41 1906.

7) Jaffé: Spirochaeta culicis nov. spec. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

8) Koltzoff: Studien über die Gestalt der Zelle. I. Arch. f. mikr. Anat. Vol. LXVII 1906.

9) Krsysztalowicz, Fr. et M. Siedlecki: Contribution à l'étude de la structure et des cycle évolutif de Spirochaete pallida Schaudinn. Bull. Acad. Cracovic Nov. 1905.

[1]) Swellengrebel (28) wendet sich gegen Prowazek und Hartmann betreffs der Plasmolyse der Spirochäten und Bacterien. Prowazek, dann Hartmann konnten feststellen, daß sich die Spirochäten nicht plasmolysieren lassen, während das bei Bacterien der Fall ist. Swellengrebel gibt nun an, daß ihm eine Plasmolyse sowohl bei *Spirochaeta balbianii* wie bei *Spirochaeta buccalis* gelungen sei. Seine Abbildungen zeigen das Gegenteil. Sie beweisen (was schon durch Prowazek und Hartmann bekannt war), daß die Spirochäten unter dem Einfluß gewisser Reagentien aufquellen. Eine Aufquellung ist aber keine Plasmolyse. Als Plasmolyse ist der Vorgang anzusehen, bei dem sich infolge Wasserentziehung der Zelle der Plasmakörper von der Zellmembran zurückzieht und auf diese Weise eine Scheidung beider Zellsubstanzen eintritt. Eben diese Erscheinung ist bei Spirochäten noch nicht beobachtet worden, wohl aber, wie bekannt, bei Bacterien. Diese besitzen eine semi-permeable Membran, jenen fehlt sie.

10) Loewenthal, W.: Die Spirochäten. Biophysikal. Centralbl. Bd. I 1905.
11) MacNeal: Life History of Trypanosoma lewisi und Trypanosoma brucei. The Journ. of Inf. Dis. Bd. 1 1904.
12) Markham Carter, R.: The presence of Spirochaeta duttoni in the ova of Ornithodorus moubata. Annals of Trop. Med. and Parasit 1907.
13) Migula, W.: Schizomycetes. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1900.
14) Mühlens, P. und M. Hartmann: Über Bacillus fusiformis und Spirochaeta dentium. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 55 1906.
15) Novy, G. and MacNeal: On the Trypanosomas of Birds. The Journ. of Inf. Dis. Bd. 2 1905.
16) Novy, G. and R. E. Knapp: Studies in Spirillum obermeieri and related Organisms. The Journ. of Inf. Dis. Vol. III 1906.
17) Perrin: Researches upon the life history of Trypanosoma balbianii (Carter). Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1906.
18) v. Prowazek: Untersuchungen über einige parasitische Protozoen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XXI 1904.
19) —: Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XXII 1905.
20) —: Sexualität der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.
21) —: Vergleichende Spirochätenuntersuchungen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 26 1907.
22) —: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Hühnerspirochäten. Anhang: G. Keysselitz: Beschreibung von Spirochaeta anodontae nov. spec. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 28 1906.
23) Rabinowitsch u. Kempner: Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten Bd. 30 1899.
24) Reichert: Beobachtung der Geißeln von Bacterien im ungefärbten Zustande mit Hilfe des Spiegelkondensors. Hygienische Rundschau Nr. 18 1907.
25) Schaudinn, Fr.: Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida und anderer Spirochäten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 26 1907.
26) —: Zur Kenntnis der Spirochaeta pallida. Deutsch. med. Wochenschr. Bd. 31 1905.
27) —: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma noctuae und Spirochaeta ziemanni. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. 20 1904.
28) Swellengrebel, M.: Sur la cytologie comparée des Spirochètes et des Spirilles. Ann. d. l'Inst. Pasteur Bd. XXI 1907.
29) Vlès, Fred.: Sur la structure et les affinités de Trypanosoma balbianii. C. R. A. d. l. soc. de Biol. Bd. 61 1906.
30) Wasielewsky u. Senn: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 33 1900.
31) Zettnow: Geißeln bei Hühner- und Rekurrensspirochäten. Deutsch. med. Wochenschr. 1906.
32) —: Färbung und Teilung bei Spirochäten. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 52 1906.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Übersichtsbild (Spirochäten mit undulierender Membran).

Fig. 2—13. Spirochäten mit undulierender Membran (Fig. 6, 9, 11, 13 zeigen am Ende des Randfadens je ein Basalkörperchen). Fig. 2 u. 4 sind bei verschieden starker Differenzierung des Präparates aufgenommen.

Fig. 14. Auflösung des Randfadens in einzelne Fibrillen.

Fig. 15—18. Aufeinander folgende Stadien der Auffaserung der Myoneme. (Fig. 17 zeigt an den Enden je einen Periplastfortsatz.)

Fig. 19—25. Aufeinander folgende Stadien der Längsteilung.

Sämtliche Spirochäten sind *Spirochaeta anodontae* Ktz. Konservierung: Sublimatalkohol. Färbung: Heidenhain's Eisenhämatoxylin. Spirochäten der Fig. 15—18 sind mit taurocholsaurem Natrium behandelt worden. Vergr. 1 : 1000. Fig. 1 ist bei stärkerer Vergrößerung aufgenommen.

Keysselitz phot.

Verlag von Gu

3

4

5

6

15

14

11

12

13

16

22

23

24

25

her in Jena.

Lebenslauf.

Ich, Gustav Robert Eduard Keysselitz, evangelischer Konfession, bin am 14. Januar 1880 in Großenhain (Königreich Sachsen) geboren. Ostern 1900 erlangte ich auf dem humanistischen Vitzthumschen Gymnasium zu Dresden das Zeugnis der Reife und studierte darauf an den Universitäten Berlin, Marburg, München Zoologie und Medizin. November 1905 erwarb ich mir den philosophischen Doktorgrad an der Universität Berlin (Hauptfach Zoologie). April 1905 bestand ich die medizinische Staatsprüfung und erhielt am 1. Januar 1909 den Approbationsschein als praktischer Arzt. Ich war nacheinander Assistent am Zoologischen Institut der Universität Berlin, Hilfsarbeiter am Kaiserlichen Gesundheitsamt Berlin, Assistent am Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.